

# Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

**Anton Dohrn.**

---

Mit Tafel 18.

---

## III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri.

Die Auffassung der Cyclostomen als degenerirter Fische, welche ich im »Ursprung der Wirbelthiere etc.« darzulegen suchte, hat Seitens desjenigen Forschers, der sich am eingehendsten mit den phylogenetischen Fragen der Wirbelthiere beschäftigt hat, Seitens meines verstorbenen Freundes BALFOUR nur partielle Billigung erfahren<sup>1</sup>. Partiiell in so fern, als BALFOUR zwar die Degeneration zugiebt, aber die Abstammung der Cyclostomen »von relativ hoch organisirten Fischtypen« leugnet. Es ist freilich schwer zu definiren, was »relativ hoch organisirte Fische« seien. Die vorhandenen Fisch-Typen halte ich alle für hoch organisirt; sie stellen die zur Herrschaft gelangten Nachkommen einer Gruppe von Wirbelthieren dar, die in der Vorzeit sicherlich noch zahlreiche andere verwandte Gruppen besaßen, die wohl auch als hoch organisirt gelten durften: welche Structur-Verschiedenheiten bei den Ganoiden des Silur bestanden haben mögen, ist schon nicht mehr zu ermes sen, und um so weniger lässt sich ein bestimmtes Urtheil über die vor-silurischen Fische fällen. Wenn wir aber sehen, wie innerhalb der Zeitperioden, deren Reste die Palaeontologie aufweist, große Gruppen auftreten und ohne lebende Überbleibsel zu hinterlassen, wieder zu Grunde gehen, wenn wir ferner zu der Annahme gewungen sind, dass z. B. die heut lebenden Amphibien nur dürftige Überreste einer einstens viel mannigfaltiger gestalteten

---

<sup>1</sup> BALFOUR, Comp. Embryology II. pag. 68 ff.

Gruppe bilden, so werden wir schwerlich fehlgehen, wenn wir vor dem Silur eine reiche Formentfaltung von Thieren annehmen, welche wir sicherlich Wirbelthiere, wahrscheinlich Fische nennen würden, deren Organisationshöhe schwerlich allzuweit, wenn überhaupt hinter derjenigen der Selachier, Ganoiden und Teleostier zurückstehen dürfte, unter denen wir vielleicht auch die Stammform der Petromyzonten erblicken würden, deren Nachkommen, eben die heutigen Petromyzonten, in mehr als einer Beziehung unter die Organisationshöhe dieser ihrer Stammeltern zurückgewichen sind.

Immerhin bliebe das eine recht unsichere Definition der Abstammung der Petromyzon und Genossen, und eine Controverse darüber ein sehr schwankendes Ding. Der Differenzpunkt zwischen BALFOUR'S Auffassung und der meinigen ist aber glücklicherweise in der Comp. Embryology viel schärfer ausgesprochen worden. Es heißt dort pag. 68 ff. :

*»It appears to me almost certain, that they belong to a group of fishes in which a true skeleton of branchial bars had not become developed, the branchial skeleton they possess being simply an extra-branchial system; while I see no reason to suppose that a true branchial skeleton has disappeared. If the primitive Cyclostomata had not true branchial bars they could not have had jaws, because jaws are essentially developed from the mandibular branchial bars. These considerations which are supported by numerous other features of their anatomy, such as the character of the axial skeleton, the straightness of the intestinal tube the presence of a subintestinal vein etc., all tend to prove, that these fishes of a primitive and praegnathostomatous group. The few surviving members of the group have probably owed their preservation to their parasitic or semiparasitic habits while the group as a whole probably disappeared on the appearance of gnathostomatous Vertebrata.«*

Durch diese und einige andere Stellen, wie z. B. besonders durch die l. c. pag. 264 befindliche :

*»All these considerations point to the conclusion that in the ancestral Chordata the mouth had a more or less definitely suctorial character and was placed on the ventral surface immediately behind the praeoral lobe; and that this mouth has become in the higher types gradually modified for biting purposes, and has been carried to the front end of the head.«*

wird ein sehr bestimmter Gegensatz zwischen BALFOUR'S und meiner Auffassung ausgedrückt. Die Kiemenknorpel der Neunaugen halte ich keineswegs für identisch mit den sogenannten äußeren Kiemenbögen

der Selachier. Diese Meinung ist zwar schon von RATHKE ausführlich begründet worden, nachher von CUVIER und besonders von GEGENBAUR acceptirt und von letzterem sogar als ein mehr oder weniger feststehendes Factum in seinen »Grundzügen etc.« angesehen worden. Es ist aber un schwer, den Beweis zu führen, dass die Kategorie der »äußeren Kiemenbögen« überhaupt keine Existenzberechtigung hat, und dass die damit bezeichneten beiden Knorpel der Selaehier nicht entfernt in Beziehungen mit den Kiemenknorpeln der Petromyzonten zu bringen sind<sup>1</sup>. Darum beharre ich auch auf der Meinung, dass die Vorfahren der Cyclostomen eben so wie alle andern Fische Kieferknorpel besaßen, die ihre heute lebenden Nachkommen aber eingebüßt haben, und halte das Saugmaul der Cyclostomen für eine später erworbene Bildung, welche mit den Saugnäpfen einerseits des Lepidosteus, andererseits der Amphibien keinerlei Homologie hat, wie ich denn vor allen Dingen im Gegensatz zu BALFOUR den gegenwärtigen Mund der Vertebraten, welcher Gruppe sie auch angehören mögen, für ursprünglich aus zwei oder mehr Kiemenspalten gebildet betrachte und seine beißende Function für ursprünglicher als die saugende ansehe.

Was BALFOUR unter »relatively highly organized« Fischtypen versteht, ist aus diesem von ihm angenommenen Gegensatz der Cyclostomen und der übrigen Fische abzuleiten, und ich bin der Mühe überhoben, meinerseits eine genaue Definition zu geben, wie ich mir die Fisch-Vorfahren der Petromyzonten im Einzelnen vorstelle. Einer solchen Definition weiche ich keineswegs als unmöglich oder zu schwierig aus; im Gegentheil, ich habe sehr bestimmte Vorstellung davon: aber ihre Darlegung gehört nicht an diese Stelle meiner »Studien etc.« vielmehr an das Ende derselben, wenn alle einzelnen Organsysteme durchgesprochen sein werden.

Die Untersuehung der Embryologie von Petromyzon ward für mich aber unerlässlich nicht nur wegen dieser allgemeinen phylogenetischen Speculationen, sondern ganz besonders wegen zweier Angaben der früheren Untersueher BALFOUR<sup>2</sup> und SCOTT<sup>3</sup>. Beide erwähnen die außerordentlich bedeutende Entwicklung der ectodermalen Mundbucht (Stomodaeum), verwerthen sie als Argument gegen meine Auffassung der Herkunft des Mundes durch medianen Durchbruch von Kiemenspalten und SCOTT für sich bringt die auffallende Angabe, dass die Hypophysis

<sup>1</sup> Eingehende Auseinandersetzungen wird eine der nächsten »Studien« bringen.

<sup>2</sup> l. c. pag. 77.

<sup>3</sup> Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph Jahrb. VII pag. 158.

nicht als Anhang der Mundbucht, vielmehr als eine mit der Nasengrube gemeinsam geschehende Einstülpung des Ectoderms aufräte, — eine Angabe, welche BALFOUR mit den Worten begleitet: »I have not myself completely followed the development of the pituitary body in *Petromyzon*, but I have observed a slight diverticulum of the stomodaeum, which I believe gives origin to it. Further details are in any case required before we can admit so great a divergence from the normal development as is indicated by SCOTT's statements.« Bei der Deutung, die ich in der zweiten dieser »Studien etc.« der Hypophysis gegeben habe, war es also von Wichtigkeit, den Thatbestand bei *Petromyzon* zu untersuchen.

Ich habe nun zuvörderst anzuerkennen, dass in der That das Stomodaeum eine ganz außerordentliche Entwicklung bei *Petromyzon*-Embryonen nimmt, — eine so große, dass sie mich sehr schwankend gemacht hat, ob nicht bei den Teleostiern gleichfalls ein auffallend tiefes und so zu sagen latent geschehendes Einwachsen des Ectoderm stattfindet, eine Annahme, gegen die ich mich in den vorhergehenden Studien mit allem Nachdruck erklären zu müssen glaubte. Die Resultate bereits geschehener erneuter Prüfung dieser Verhältnisse bei den Teleostiern, Selachiern und bei verschiedenen Amphibien, bei denen die Mundhöhle scheinbar ohne jede Spur einer Betheiligung des Ectoderms sich bildet, eben sowohl, wie die Darstellung des Entstehens und Verhaltens der Mundbucht bei *Petromyzon* sollen einer der nächsten »Studien« vorbehalten bleiben, hier dagegen die Ergebnisse meiner Untersuchung über die Entstehung der Hypophysis gegeben werden.

Wenn das Chorion gesprengt wird und der Embryo ins Freie gelangt, so zeigt er die Gestalt einer Kugel, deren einer Seite ein kleiner gebogener Auswuchs anhaftet. Dieser Auswuchs ist das Kopfende des Embryo. Dasselbe wächst auf Kosten der Kugel, so dass nach 2—3 Tagen der ganze Körper einer Retorte gleicht, deren schmales, ausgezogenes Ende der Vorderleib bildet. Die Längsachse stellt dann eine halbkreisförmig gekrümmte Linie dar, deren Anfangspunkt ungefähr gerade an der Stelle der späteren Mund-Einstülpung zu suchen ist, von da etwa in der Linie der Chorda weiter geht, durch den Mittelpunkt des Dotters gegen den späteren After gerichtet.

Der Vorderleib zeigt um diese Periode, — also 3 Tage nach dem Ausschlüpfen, auf Sagittalschnitten ein einschichtiges Ectoderm, ein Medullarrohr mit kolbenförmig angeschwollener Spitze, dem Gehirn, darunter die aus sehr nahe auf einander gepressten Zellen bestehende Chorda, welche beinahe das Ectoderm mit ihrer Spitze berührt, den

einschichtigen Darm, mit bereits angelegten 2—3 Kiemen-Ausstülpungen, die Urwirbel und die zu Kopfhöhlen angelegten Seitenplatten. Alle Zellen sind reichlich mit Dotterkörnern erfüllt, welche es schwer machen, den Kern und die Zellgrenzen wahrzunehmen.

Die Contour von der Spitze des Vorderhirns vor der später anzulegenden Nasengrube bis hinter die spätere Schilddrüse würde eine horizontale Linie ausmachen, wäre sie nicht durch eine doppelte Vorwölbung wellenförmig geworden (Taf. 18 Fig. 1 und 2). Diese beiden Vorwölbungen sind hervorgebracht durch die Verdickung des Ectoderms an der späteren Nasengrube, und durch die Wucherung des Mesoderms in der Umgebung der späteren Mundbucht. Die verdickten Mesoderm-partien stellen die vordersten Kopfhöhlen (head cavities, BALFOUR) dar, aus ihnen werden vorzüglich die Muskeln des Mundes, der Oberlippe, der Unterlippe, der Lippententakel und die Muskulatur des großen Mundsegels.

Eine vom Ectoderm ausgehende, nach innen gerichtete Zellwucherung trennt diese Mesodermmasse in der Mittellinie in zwei seitliche Massen (Fig. 2 *Mdb*). Diese Wucherung geschieht durch Verlängerung der Ectodermzellen und erhöhte Aufnahme von Dotterkörnern; die Zellen scheinen sich auch zu vermehren, da sie schmaler erscheinen, als die andern Ectodermzellen. Die Gesamtwucherung bildet eine nach innen gerichtete Vorwölbung des Ectoderms, welches nun die abgerundete Entodermwandung erreicht. Die Zellen dieser Entodermwucherung sind concentrisch auf ein allmählich sich bildendes Lumen gerichtet, welches von vorn herein nicht rund sondern etwas quer gerichtet ist.

Gleichzeitig mit dieser Ectodermwucherung, welche sich gegen das Entoderm wendet, entsteht eine andere, davor, welche sich gegen die Wandung des Gehirns richtet. Auch bei ihr convergiren die sich verlängernden Zellen gegen ein gemeinsames Centrum, welches gleichzeitig mit der Lumenbildung der ersten Ectodermverdickung ebenfalls ein Lumen bildet. Das Lumen freilich ist nicht wesentlich größer in querer Richtung als in Längsrichtung, aber die Zellwucherung hat eine größere Ausdehnung in querer als in Längsrichtung.

Erstere wird zur Mundhöhle, letztere zur Nasenhöhle. Die Achse beider Höhlen richtet sich aber allmählich rechtwinklig auf einander: die der Mundbucht geht nach unten und hinten in gebogener Linie, die der Nase geht nach oben (Fig. 3 *N.Mdb*).

Zwischen beiden Verdickungen und Einstülpungen befindet sich eine neutrale Zone von Ectodermzellen.

Diese Zone von Ectodermzellen erleidet eine Einbuchtung von an-

fänglich ganz unscheinbarer Natur in der Nähe des späteren Augenblasenstieles, also dicht über der oberen Grenze der zur Mundbucht sich gestaltenden Verdickung (Fig. 3 *Hy*). Gleichzeitig mit dieser Einbuchtung drängt eine Mesodermwucherung die obere Wandung der Mundbucht-Einstülpung in der Mitte nach außen vor, so dass sie sich als spätere Oberlippe zu erkennen giebt (Fig. 3 *Ob. L*).

Diese unscheinbare Einbuchtung des Ectoderms ist der Beginn der Hypophysis. Sie liegt anfänglich der Mundbucht-Einstülpung näher als der Nasengrube, — dass sie dennoch nicht in die erstere vielmehr mit in die letztere hineingezogen wird, hat seinen Grund in der raschen und überaus mächtigen Entwicklung der Oberlippe.

Die wenigen Zellen, welche ursprünglich die Wände der Hypophysis-Einstülpung bilden, convergiren gleichfalls gegen das Lumen derselben, wie bei den sehr viel beträchtlicheren, gleichzeitig geschehenden Nasen- und Mundbucht-Einstülpungen; noch spät, wenn die Hypophysis bereits ganz unscheinbar nur als blindes Ende des langen Nasenganges erscheint, ist ein Unterschied in der Richtung ihrer Zellen, derjenigen der neutralen Zone, welche von Anfang an zwischen der Hypophysis und Nasengrube sich finden, und der die obere Nasenwandung bildenden eigentlichen Zellen der Riechschleimhaut zu erkennen.

Die Hypophysis-Einstülpung richtet sich gerade gegen die Spitze der Chorda dorsalis; sie wird bedeckt vom Boden desjenigen Hirntheils, der dem Infundibulum entspricht; sie ist auf dem Querschnitt breiter als hoch, ihr Lumen ist klein und rund, an der Mündung jedoch eben so wie die Mundbucht-Einstülpung breiter als hoch.

Zwischen der Spitze der Chorda und dem Zipfel der Hypophysis finden sich Mesodermzellen, auch wächst eine dorsale spitzwinklige mediane Zacke des Entoderms der Hypophysis-Einstülpung entgegen, erreicht sie jedoch nicht und erleidet in späteren Stadien eine Rückbildung (Fig. 5).

Vergleicht man die Fig. 3—8, so gewahrt man ein allmähliches Vorrücken der Naseneinstülpung von der Unterseite des Kopfes auf die Oberseite. Wie schon erwähnt, ist daran Schuld das außerordentliche Wachstum der Oberlippe, welche wie ein mächtiger Schild die ganze Vorderseite des Kopfes überdeckt. Vergleicht man ferner die Naseneinstülpung in Fig. 3 mit der in Fig. 7 und 8, so wird man finden, dass in den letzteren beiden Figuren eigentlich nur die Umgebung der hinteren, oberen Bucht, in welche hinein die Linie sich biegt, die den Buchstaben *N* damit verbindet, der gesammten Nasen-Einstülpung entspricht, welche in Fig. 3 so deutlich gegen die darauf folgende Ein-

stülpung *Hy* abgegrenzt ist. Und in der That ist auch jene Einstülpung *N* in Fig. 7 und 8 der allein den Namen Nase verdienende Theil: er allein zeigt Riechzellen, in seinen späteren Längsfalten vertheilt sich der doppelte Olfactorius, seine Hinterwand wird durch zwei ovale Öffnungen, welche noch die ursprüngliche Duplicität der ganzen Nase andeuten, mit dem Gehirn in Verbindung gesetzt.

Der ganze übrige Theil der Gesamt-Einstülpung gehört ursprünglich der auf Fig. 3 mit *Hy* bezeichneten Einstülpung zu, die eine außerordentliche Entwicklung erlangt, wie der Vergleich der Fig. 3—8 lehrt. Das blinde und sackartig angeschwollene Ende dieser Einstülpung liegt unter dem Infundibulum (Fig. 7 und 8 *Hy* u. *Inf*) in nächster Nähe der Chordaspitze. von unten begrenzt durch die Darmwandung; also durchaus in den topographischen Beziehungen, welche die Hypophysis bei allen übrigen Vertebraten besitzt.

Unterschieden wird aber die Hypophysis der Petromyzonten von andern dadurch, dass sie 1) niemals abgeschnürt wird von ihrer ursprünglichen Einstülpungsöffnung, und dass 2) diese ihre Einstülpung nicht in der Mundbucht, vielmehr in der Nasengrube befindlich ist. Richtiger freilich muss man sagen, die Nasengrube öffne sich in den Ausführungsgang der Hypophysis, denn die gesammte untere Wandung des sogenannten Nasenrohrs gehört der Einstülpung der Hypophysis an, und wird durch die Rückseite des Oberlippen-Ectoderms gebildet (Fig. 3—8).

Die weiteren Umgestaltungen des Organs sind ziemlich schwierig zu erforschen, der Kleinheit der Elemente wegen, und weil die Schmitte leicht zerbröckeln. Doch glaube ich mit Bestimmtheit angeben zu können, dass schon bei Larven von ca. 2 Centimetern Länge eine Follikelbildung der oberen Wandung stattfindet, soweit sie vom *Tuber cinereum* und vom Infundibulum bedeckt wird. Diese Follikelbildung besteht in sackförmigen Ausstülpungen der oberen Wand, die einander so nahe liegen, dass Zwischenräume gar nicht zu bemerken sind, sondern nur bindegewebige Scheidewände: Blutgefäße scheinen erst spät von beiden Seiten zwischen diese Follikel zu dringen. Die untere Wandung des Hypophysen-Schlauches liegt der oberen so dicht an, dass fast gar kein Zwischenraum zu erkennen ist; nur am Anfang, wo die Nasengrube sich von dem Nasengange scheidet. sieht man in dem letzteren. — also dem Ausführungsgange der Hypophysis — ein kleines Lumen, das mit dem Wachsthum des *Ammocoetes* nicht an Umfang gewinnt, obschon die Wandungen in die Breite sich ausdehnen: sie bleiben vielmehr auf einander gepresst.

Erst mit der Umwandlung zum Petromyzon erfährt auch die Hy-

pophysis eine tiefgreifende Veränderung. Leider habe ich bisher vergeblich nach Übergangs-Exemplaren von *Ammocoetes* zu *Petromyzon* gefahndet, kann also nur zu erschließen versuchen, welche Processe zu den Veränderungen führen. Bei *Petromyzon* findet sich, dass die Follikel von dem eigentlichen Schlauch der Hypophysis getrennt sind und zwischen dem Infundibulum und dem als Nasengang beschriebenen Hohlraum liegen. Die Follikel sind hie und da von Blutgefäßen durchzogen, in denen aber nur spärliche Blutkörperchen zu sehen sind. Nach hinten, d. h. gegen die Spitze der Chorda zu gerichtet, haben aber diese Follikel augenscheinlich eine schon bei *Ammocoetes* angelegte Verbindung mit dem Infundibulum noch weiter ausgebildet, denn man bemerkt eine Betheiligung von Wandungszellen des Bodens des Infundibulum an der Bildung des Gesamtcomplexes der hier zusammengedrängt liegenden, abgeschnürten Partie der ursprünglichen Hypophysis, die wohl mit dem als *Saccus vasculosus*, resp. als *Processus infundibuli* bekannten Bildungen zu parallelisiren ist. Ich lasse mich an dieser Stelle nicht darauf ein, die Bedeutung dieser Bildung zu discutiren; eine darauf gerichtete Hypothese findet eine bessere Stellung bei späterer Erörterung der mit dem Ursprung der Hirnnerven verbundenen Probleme.

Die Hypophysis von *Ammocoetes* reicht nicht über die Follikelbildung und die Verbindung mit dem Infundibulum hinaus. Die Hypophysis von *Petromyzon* aber ist beträchtlich länger, denn, wie schon angedeutet, ist die ganze von den Autoren als Nasengang, blinder Nasensack oder Spritzsack beschriebene Bildung nichts Anderes als die vergrößerte Hypophysis. Durch welche Processe diese außerordentliche Verlängerung des einfachen Canales, der bei *Ammocoetes* von der eigentlichen Nasengrube bis zur Spitze des Infundibulum reicht, zu Stande kommt, habe ich, wie gesagt, nicht eruiren können; es bleiben aber wohl nur zwei Möglichkeiten offen: entweder Abschnürung der Follikel der oberen Wandung des ursprünglichen Hypophysensackes, und vergrößertes Wachstum des übrig bleibenden blinden Schlauches, — oder Obliteration des alten Schlauches, welcher die Nasengrube mit den unter dem Infundibulum liegenden Follikeln der Hypophysis verbindet, und Ausstülpung *de novo* des Nasenganges und Spritzsackes von der Nasengrube. Obschon nur directe Beobachtung hier definitiv entscheiden kann, halte ich doch dafür, dass nur die erstere Alternative die Wahrscheinlichkeit für sich hat, dass die Follikel sich abgelöst haben und dass die breiten, bei *Ammocoetes* dicht an einander liegenden Wandungen des ursprünglichen Hypophysis-Canales nur von einander gewichen sind, eine



starke, bis weit unter die Chorda, gegen den Oesophagus gerichtete Verlängerung erfahren haben und nun der Function dienen, welche bereits von RATHKE beschrieben ist (Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke, *Petromyzon fluviatilis* 1825), dessen Darstellung ich hier um so mehr wörtlich zum Abdruck bringe, als sein Werk sehr selten geworden ist. Es heißt dort pag. 82 ff., nach Beschreibung der eigentlichen Nasenhöhle, welche die Nasenschleimhaut und die Ausbreitung des Olfactorius darstellt:

»An zwei einander fast entgegengesetzten Stellen, nämlich ganz oben und ganz unten, ist dieser Sack (die eigentliche Nasenhöhle) durchbohrt, und die obere nur kleine Öffnung stellt das äußere Nasenloch dar. — Fast entgegengesetzt dem oberen und äußeren Loche führt das untere Loch der Nasenhöhle in den Nasengang, welcher bloß aus der, übrigens weiß gewordenen Schleimhaut und einer sie umgebenden zarten Zellhaut besteht und den im ersten Paragraphen beschriebenen Canal des hintersten Schädelstückes vollkommen auskleidet.

»Indem der Nasengang aus der hinteren Öffnung jenes Canals hinaustritt, weitet er sich mehr aus, und geht in den Nasensack oder sackartigen Anhang der Nase über. Dieser Sack ist hinten geschlossen, nimmt von vorn nach hinten an Weite etwas zu, ist stumpf geendigt (Anm. ‚Ein paar Mal sah ich dies hintere Ende mit einer Furche versehen, als hätte sich der Sack senkrecht in zwei Hälften theilen wollen‘), legt sich zwischen das Rückgrat und den Anfang der Speiseröhre, und reicht mit seinem blinden Ende bis dort hinaus, wo das erste Paar der Querfortsätze vom Rückgrat abgeht. Was nun die innere Beschaffenheit desselben anlangt, so ist seine Wand mäßig dick, und zeigt auf ihrer Außenfläche ziemlich deutlich eine Lage von Muskelfasern. Die Schleimhaut übrigens ist ganz glatt und weiß gefärbt.

»Legt man lebendige Pricken so ins Wasser, dass das äußere Nasenloch über die Oberfläche hervorragt, oder legt man sie mit der Bauchfläche auf einen trockenen Gegenstand, so wird man bei jeder Ausdehnung des Brustkastens ein Sinken und bei jeder Einengung desselben ein Steigen des noch in der Nasenhöhle befindlichen, früher in sie von außen hineingedrungenen Wassers bemerken. Niemals aber sah ich, so sehr und so oft ich auch darauf geachtet habe, das Wasser bei jener angegebenen Lage daraus hervorspritzen<sup>1</sup>. Legt man dagegen

<sup>1</sup> PAUL BERT dagegen constatirt, dass *Petromyzon marinus* das Wasser fünf Centimeter weit aus der äußeren Öffnung hervorspritzen kann. (Ann. d. Sciences Natur. V. Série 1867. Tom. VII. pag. 372.)

eine Pricke so ins Wasser, dass dieses sie ganz bedeckt, und schweben nun in diesem Schleimstückchen oder andere kleine Körperchen: so wird man gewahr werden, wie früher schon bemerkt wurde, dass bei der Einathmung letztere gegen die Nasenöffnung fahren, bei der Ausathmung aber noch schneller in die Höhe geworfen werden. Hieraus geht hervor, dass die Pricken gleichzeitig mit der Athmung Wasser auch in die Nasenhöhle einziehen und ausspritzen. Wenn dieses Ausspritzen aber nur dann erfolgt, wenn auch das Nasenloch sich unter Wasser befindet, so müssen wir daraus folgern, dass die Kraft, welche dies bewirkt, nur schwach sein kann: so schwach, dass sie die Flächenanziehung zwischen der Nasenhöhle und dem darin befindlichen Wasser nicht unter allen Umständen völlig zu überwinden vermag. Indem ich mich nun aber nach der Ursache umsah, welche das Wasser aus der Nasenhöhle unter den angegebenen Umständen her austreibt, fand ich, dass sie wohl kaum in etwas Anderem, als in dem Nasenanhange, nämlich in der musculösen Umkleidung desselben liegen konnte.«

Obwohl diese Darstellung nicht in allen Punkten genau ist, und auch nicht ganz auf *P. Planeri* passt, — vor allen Dingen ist die von RATHKE erwähnte Musculatur nicht in dieser Weise vorhanden, — auch ist der Blindsack in eine Anzahl unregelmäßiger Falten zusammengesetzt, welche sogar eine bilaterale Anlage andeuten, — so giebt sie doch die Bedeutung des Organes für den Haushalt des Thieres vollkommen zu erkennen. Auch JOHANNES MÜLLER handelt davon in einer seiner Abhandlungen über die Myxinoiden (Über den Bau und die ungleiche Ausbildung der Sinnesorgane b. d. Myxinoiden pag. 32 ff.), wo es heißt:

»Die Cyclostomen bedienen sich aber entweder gar nicht des Mundes zum Einathmen oder wenigstens nicht beim Ansaugen, vielmehr muss dann das Einathmen und Ausathmen durch dieselben Öffnungen der Kiemen geschehen. Da nun letztere zugleich weiter als bei den übrigen Fischen zurückweichen, bei den Myxinoiden sogar durch einen sehr großen Raum vom Kopfe getrennt sind, so folgt, dass das Athmen der Cyclostomen nur geringen oder gar keinen Einfluss auf die Erneuerung des Wassers an ihren Geruchsorganen haben könne, und daraus folgt die Nothwendigkeit eines eignen Ventilationsapparates des Geruchsorganes außer dem Athemorgane. Diesen Zweck hat der Spritzsack der Petromyzon und der segelartige Ventilator am Gaumen der Myxinoiden.«

Wir treten hiemit einem Convolut von Problemen gegenüber, welches bisher von keiner Seite berührt, oder auch nur angedeutet worden ist.

In der Litteratur finden sich nur zwei Arbeiten, die sich mit der Hypophysis von *Petromyzon* eingehender beschäftigen. Es sind: JOHANNES MÜLLER, *Vergl. Anatomie der Myxinoiden*, *Neurologie* pag. 200, und WILHELM MÜLLER, *Üb. Entwickl. u. Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri*, *Jena'sche Zeitschrift f. Medicin u. Naturw.* VI, pag. 394 ff.

Zu JOHANNES MÜLLER's Zeiten galt die Hypophysis für einen integrierenden Theil des Gehirns. Er glaubte sie darum auch richtig zu erkennen in einem hohlen Gebilde an der Basis des Gehirnes. L. c. pag. 200 heißt es: »Dicht hinter dem Ursprunge der Sehnerven liegt an der Basis des Lobus ventriculi tertii eine blasige, runzlige, längliche Hervorragung an. Es ist die hohle Hypophysis. Sie ist sehr groß, leicht zerstörbar, und leicht hat es den Anschein, als ob sich an ihrer unteren Fläche eine Spalte befände, die ich aber nicht für natürlich halte. Dieser hohle Körper kann dem Tuberculum, dem Infundibulum und der Hypophysis zusammen verglichen werden.«

Ohne dieses letzteren Satzes zu gedenken, corrigirt WILHELM MÜLLER diese Angabe, und beschreibt und zeichnet die Hypophysis von *Petromyzon* l. c. pag. 395, Tab. IX, Fig. 9. Aber es ist ihm eben auch nicht gelungen, die ganze Hypophysis der Cyclostomen zu erfassen, da er den Nasencanal ausgelassen hat und nur die abgeschnürten Follikel, welche zwischen dem Nasengang und dem Infundibulum liegen, für die Hypophysis hält. In LANGERHANS' »Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*« findet sich keine Angabe über die Hypophysis, nur auf pag. 50 ff. einige Mittheilungen über den Nasengang, und ANTON SCHNEIDER in seinen »Untersuchungen zur vergl. Anatomie und Entwickl. der Wirbelthiere« lässt uns auch ohne Information, trotzdem er doch die Umgestaltung dieser Organsphäre bei der Metamorphose bemerkt haben muss.

Es fällt aber offenbar neues und bedeutendes Licht auf die Natur der Hypophysis im Allgemeinen durch die Beziehungen, welche die oben dargestellten Verhältnisse ergeben. Die Hypothese, welche ich selbst schon vor 15 Jahren verfolgte, aber mich aufzugeben bewegen fand, dass nämlich in der Hypophysis der letzte Rest des alten Oesophagus der anneliden-artigen Vorfahren der Wirbelthiere zu suchen sei<sup>1</sup>, ist neuerdings Seitens des Veteranen der vergleich. Anatomie, Prof. RICH. OWEN, von Neuem als Lösung des großen Problems der Homologisirung der Central-Nervensysteme der Vertebraten und der

<sup>1</sup> »Ursprung der Wirbelthiere«, pag. 3.

Annulaten proclamirt worden. Der Zufall ließ mich zugegen sein, als Prof. OWEN das Auditorium der Section D der Brit. Association in York durch eine ausführliche Einleitung darauf hinwies, wie ihm die Lösung eines der größten Probleme der vergl. Anatomie, an dem seit mehr als 50 Jahren die Wissenschaft sich vergeblich versucht hätte, jetzt gelungen sei. In einem nachher in den Proceedings of the Linnean Society Vol. XVI, Nr. 90 abgedruckten Aufsatz »On the Homology of the Conario-hypophysial Tract, or the so called Pineal and Pituitary glands« heißt es pag. 140:

*»The proposition therefore, which I now submit to the Society is, that the conario-hypophysial Tract in Vertebrates is the modified homologue of the mouth and gullet of Invertebrates. That the neur — or suboesophageal ganglion, or ganglionic masses, or neural cords, constituting the centres, whence are derived and caudally continued the homologue of the Vertebrate myelon, together with the part of the gullet they encompass, are consequently the homologues of the parts of the brain, posterior to the cerebrum and of the ventricle intervening between the upper and lower ends, — pineal and pituitary — of the conario-hypophysial tract. Thus, as it appears to me, is the Unity of Organisation or Composition vindicated, though in a transitory manner, between the Vertebrate and Invertebrate brain-possessing animals. The foregoing developmental phenomena have mainly guided me to a homological application which, so far as my readings have extended, appear not to have suggested itself.«*

Gleich nach der Beendigung des Vortrages in York bemerkte Mr. BALFOUR, dass Prof. OWEN offenbar die Litteratur der letzten 6 Jahre nur sehr unvollständig kennen gelernt haben müsste, da ihm sonst schwerlich entgangen sein würde, dass die von ihm vorgeschlagene Lösung des großen Problems keineswegs neu sei, und in der That musste Prof. OWEN merkwürdigerweise sogar die epochemachenden Werke BALFOUR's selbst nicht gelesen haben, da in ihnen in sehr eingehender Weise diese Probleme discutirt worden sind, im Anschluss an die vom Schreiber dieser Zeilen aufgestellte Hypothese von der Natur des Wirbelthier-Mundes. Ich selbst bemerkte Prof. OWEN, dass die Hypophysis wohl kaum zu der Rolle geeignet sei, die er ihr anweisen wollte, vielmehr wohl als Homologon einer früheren Kiemenspalte angesehen werden müsse, eine Auffassung, zu der mich meine embryologischen Studien damals bereits geführt hatten.

Vor der Abfassung des einige Monate später von der Linnean Society gelesenen und oben citirten Aufsatzes hat Prof. OWEN offenbar

Zeit gefunden, diese Lücke seiner Litteraturkenntnis etwas auszufüllen, und widmet mir nun einige Zeilen, die aber leider nicht erkennen lassen, dass dem so scharfsinnigen und geistreichen Manne die Meinung meiner Schrift, ja, ich muss wohl sagen, überhaupt die großen Schwierigkeiten und der außerordentliche Umfang des für diese Frage herbeizuführenden Beweismateriales ganz klar geworden seien. Er meint: »Dohrn, while admitting the homology or equivalency of the supra-oesophageal ganglions, suboesophageal ganglions and sub- or ventral cords therefrom continued, whether ganglionic or otherwise, in Annelids and Arthropods, with the myelencephalous tract in Vertebrates, notwithstanding the opposite sides of the body which they seem to hold, has recourse to ideal ancestral forms in order to reconcile the differences as to relative position shown by the actual or modern subjects,« und fügt hinzu: »I concur with the remarks by Balfour l. c. pag. 167 on Dohrn's hypothesis and deem any other objection superfluous.«

Ganz so leicht wird es indess nicht sein, den fatalen Konsequenzen auszuweichen, welche für den »conario-hypophysial tract« aus dem hier dargestellten Befunde bei Petromyzon erwachsen. Dass die Entstehung der Hypophysis aus dem Ectoderm ein unübersteigliches Hindernis für die Auffassung bildet, welche Prof. OWEN und, wie gesagt, ich selbst lange vor ihm gehegt haben, bemerkte ich schon in der zweiten »Studie« (diese Zeitschr. III, pag. 273) bei Gelegenheit der von KÖLLIKER gemachten und Prof. OWEN gleichfalls entgangenen Bemerkung, dass man Hypophysis-Epiphysis als letzte Reste eines untergegangenen Oesophagus betrachten könnte (Entw. des Menschen u. d. höh. Wirbelthiere. II. Aufl., pag. 534). Dass aber auch die Hypothesen, welche BALFOUR an die Stelle gesetzt hat, und welche ich gleichfalls in der II. Studie erwähnt und bereits bekämpft habe, durch den Befund bei Petromyzon gänzlich haltlos werden, scheint mir sehr deutlich. Wie aus einem Drüsenorgan der Mundhöhle Nasengang und Spritzsack hätten jemals hervorgehen können, erscheint sehr schwer vorstellbar; — eben so verliert die Hypothese, dass die Hypophysis von Hause aus ein Sinnesorgan gewesen sei, jeden Halt, wenn bei einem, nach BALFOUR's eigener Auffassung »primitiveren« Wirbelthiere aus diesem »Sinnesorgan« der Mundhöhle ein Spritzcanal und Spritzsack der Nase hervorgehen können.

Ganz anders aber liegt das Ding bei der Hypothese, die in der zweiten meiner »Studien etc.« dargelegt ward. Dieser Hypothese zufolge handelt es sich bei der Hypophysis um den letzten Rest einer ursprünglich selbständigen, vor dem Munde befindlichen Kiemen-

spalte. Einer solchen Deutung fügt sich die dauernd erhaltene Structur der Hypophysis in ihren Beziehungen zu den Blutgefäßen, welche sie in großer Zahl durchziehen und sie auf eine Stufe mit andern abgesehnürten Kiemensäcken bringen, die wir als Drüsen unbekannter Function, sogenannte Blutgefäßdrüsen, an einer großen Zahl von Vertebraten kennen. Eine solche Deutung wird auch unterstützt durch den Ursprung dieser Blutgefäße aus den gegen den Kopf gerichteten Verlängerungen der Kiemenarterien, der Carotiden. Und einer solchen Deutung fügt sich nicht nur auf das Bequemste der hier dargestellte thatsächliche Entwicklungsgang der Hypophysis ein, es scheint vielmehr, dass die bei den Petromyzonten beobachtete Function des Nasenganges und Nasensackes, Wasser einzuziehen und wieder auszustoßen in direkter Linie aus der Function einer Kiemenspalte abzuleiten ist. Wäre die Hypophysis noch in Verbindung mit dem Darm<sup>1</sup>, so würde dies eingezogene Wasser direkt die Athmung fördern, wie bei den übrigen Kiemenspalten: ja es ist durchaus nicht unmöglich, dass der Nasensack bei Petromyzon noch heute der Athmung dient, und dass der Name »Spritzsack«, den der Nasenanhang bei älteren Autoren führt, nicht einmal erschöpfend ist, und dass die Athmung in diesem Spritzsack, wenn auch weniger intensiv, aber doch immerhin noch existent ist.

Bei der Annahme der Hypothese, dass die Hypophysis eine vor dem Munde gelegene, natürlich wie alle übrigen, ursprünglich paarig angelegte Kiemenspalte gewesen, gewinnt man auch ein Verständnis für den Umstand, dass sie bei Petromyzon in den Bereich der Nase, bei allen übrigen Vertebraten aber in die Mundhöhle gerathen ist. Als Kiemenspalte gehörte sie bei den gemeinsamen Vorfahren der Petromyzonten und der anderen Vertebraten weder zur Nase noch zum Munde; vielmehr war sie ein selbständiges, beiden, Nase wie Mund, gleichgeartetes, homodynames Gebilde. Erst als aus den auf sie folgenden Kiemenspalten durch Durchbruch der medianen Scheidewand eine einzige große Öffnung, der gegenwärtige Mund, ward, erst da verlor sie ihre Selbständigkeit und ward bei der nun erfolgenden tieferen Einbuchtung der Körperwandung, welche den ectodermalen Theil des jetzigen Mundes lieferte, und bei der Ausbildung einer besonderen Oberlippe bei der einen Gruppe weiter gegen den Grund der sogenannten Mundbucht geschoben, wo sie denn auch allmählich, wie so viele andere ursprüngliche Einstülpungen der Haut oder Ausstülpungen des Darmes abgesehnürt

<sup>1</sup> Es leuchtet ein, welche Wichtigkeit die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Myxinoïden für diese Frage gewinnt!

ward, um durch Wachsthums-Verschiedenheiten gänzlich dislocirt zu werden, und in Beziehungen zu treten, die ihr ursprünglich fremd waren, — bei der anderen Gruppe aber wurde sie mitsammt der Nase auf den Rücken über und vor das Gehirn geschoben, büßte aber nicht ihre selbständige Mündung ein.

Die Zahl der Folgerungen, die sich hier ergeben, ließe sich leicht noch vergrößern. Ist es doch ersichtlich, dass die Mundbucht der Petromyzonten sich nicht vollständig decken kann mit der der übrigen Vertebraten, da die Oberlippe, die obere Begrenzung der Mundbucht, bei den ersteren zwischen der Mund-Einstülpung und der Hypophysis-Einstülpung, bei den letzteren aber zwischen der Nasengrube und der Hypophysis-Einstülpung zur Ausbildung gelangt, — ein Unterschied, der auch einen Anhalt für phylogenetische Feststellungen liefert. da es ersichtlich scheint, dass beide Ausbildungsmodi nur von einem indifferenteren gemeinsamen Ausgangspunkt, nicht einer von dem anderen ableitbar sind.

Aber auf ein Problem will ich hier noch hinweisen, dessen Besprechung ich um so wichtiger halte, als ich schon im »Ursprung der Wirbelthiere« pag. 43 ff. eine mögliche Lösung angedeutet habe: die Metamorphose des Ammocoetes zu Petromyzon. Ich habe damals die Meinung ausgesprochen, dass ich den Ammocoetes-Zustand großentheils für eine Interpolation in die ursprünglich directer verlaufende Entwicklung der Petromyzonten hielte. Aus AUGUST MÜLLER's Darstellung und ANTON SCHNEIDER's »Untersuchungen etc.« sind eine Reihe der merkwürdigsten Thatsachen bekannt geworden, welche diese Metamorphose betreffen. Die Umwandlung des Mundes zu einem wirklichen Saugmaul, der Zunge zu jenem Organ, das mit so mächtiger Musculatur ausgestattet ist, die Auflösung des als Thyreoidea von SCHNEIDER und WILHELM MÜLLER beschriebenen und von ersterem fälschlich für eine secernirende Drüse erklärten<sup>1</sup> voluminösen Organs zu einer Reihe kleiner Follikel, die von SCHNEIDER behauptete Neubildung des Oesophagus, die Umbildung des Knorpelskelettes, der Flossen, die Vergrößerung des Auges und Vervollständigung seiner Organisation etc. etc., kurz, eine Menge der jeder Erklärung bisher unzugänglichen Erscheinungen erwarten einer Lösung aus einer richtigen Auffassung der Beziehungen des Ammocoetes-Zustandes zu der Petromyzon-Organisation. Diesen Thatsachen reiht sich nun noch als weiteres Problem das Factum

<sup>1</sup> Ich verweise auf eine spätere »Studie«, worin dieses Organ abgehandelt und seine eigentliche Natur erörtert werden wird. Von einer Secretion, die SCHNEIDER behauptet, habe ich keine Spur nachweisen können.

hinzu, dass der Nasengang und Spritzsack nur dem Petromyzon, nicht dem Ammocoetes zukommt. Wie JOHANNES MÜLLER in der oben (pag. 181) citirten Stelle darlegt, handelt es sich bei dem Nasensack um einen Ventilations-Apparat des Geruchsorganes. Ich lasse dahingestellt, ob das richtig ist. Hält man aber die Thatsache, dass der Nasengang des Ammocoetes fast lumenlos ist, und dass bei Querschnitten niemals irgend welche fremde Körper zwischen seinen Wandungen getroffen werden, dass also offenbar kein Einsaugen und Ausstoßen von Wasser stattfindet, zusammen mit der andern Thatsache, dass die eigentliche Nasenhöhle des Ammocoetes keine Faltenbildung zeigt und somit ihre eigentliche Riechfunction nicht, oder nur sehr unvollkommen vollzieht; vergleicht man damit ferner das umgekehrte Verhalten bei Petromyzon, wo ein mächtig entwickelter Nasengang und Spritzsack neben einem reichen Faltenconvolut der Nasenschleimbaut sich vorfindet, so wird man der Auffassung JOHANNES MÜLLER's, der glücklicherweise das Hineinziehen physiologischer Betrachtungen in die Morphologie für keinen Irrweg hielt, um so lieber beipflichten, als diese beiden Thatsachen geeignet sind, auch Licht auf die Natur der phylogenetischen Verhältnisse zu werfen, die zwischen Ammocoetes und Petromyzon bestehen. Ich bin, wie gesagt, geneigt, bei diesem Verhältnis an das zu denken, was die Philologie ein Hysteron Proteron nennt. Ich glaube nämlich, so paradox das klingen mag, — dass die Verhältnisse bei Petromyzon älter sind, als die bei Ammocoetes, und dass es sich bei der Nase und ihrer Ausgestaltung eben so wie bei dem Auge um eine Entwicklungshemmung handelt, die so lange dauert, wie Ammocoetes im Schlamme lebt. Ich kann nämlich bestätigen, was v. SIEBOLD in seiner Bearbeitung der »Süßwasserfische von Mittel-Europa« sagt, dass schon die kleinsten Larven von Petromyzon, also eben die Ammocoetes, sofort, nachdem sie eigne Beweglichkeit erlangt haben, sich in den Schlamm einwühlen, eben so wie ich nie einen Ammocoetes irgend einer Größe — und es hat sich um Tausende und aber Tausende gehandelt — anders als aus dem Schlamme hervorgeholt habe. Auch findet man bei Schnitten den Darm meist voll von Schlamm-Residuen. Dass also die Ernährung in der That durch Aufnahme von Schlamm stattfindet, der durch die zwischen den Lippen befindlichen Mundtentakel und durch das merkwürdige Mundsegel so durchsiebt wird, um jede Verletzung der zarteren Theile, vor Allen der Kiemen, unmöglich zu machen, scheint mir zweifellos zu sein. Bei einer solchen Lebens- und Nahrungsweise ist jede andere Ausstattung der Thiere mit Sinnesorganen nicht nur überflüssig, sondern sogar schädlich, da sie zu Ver-



letzungen führen kann. Was soll einem Ammocoetes, der ein paar Centi- oder gar Decimeter tief in den Schlamm oder Sand eingebohrt ist, ein Auge helfen? Was soll er mit einer fein ausgearbeiteten Riechschleimhaut anfangen? Wozu soll ihm ein hochgeartetes Gehörorgan nützen? Vielleicht verlässt Ammocoetes bei Nacht den Schlamm, um auf dem Grund der Gewässer sich herumzutummeln, aber zu einer frei lebenden Existenz bringt er es schwerlich. Seine äußerst kräftige Leibes-Musculatur befähigt ihn dagegen vortrefflich, sich im Schlamm selbst vorwärts zu schieben. wogegen wiederum die auf sog. embryonalem Typus stehen bleibende Kiemen- und Augenmusculatur Beweis davon ablegt, dass sie gleichfalls eine Entwicklungshemmung erfahren hat, und dass sie früher zu andern und höheren Leistungen berufen war, als ihr jetzt bei Ammocoetes obliegen.

Ich will späteren Erörterungen nicht vorgreifen, in denen ich von Neuem den Aberglauben angreifen werde, als könne man aus Amphioxus und den Tunicaten irgend etwas Nennenswerthes für die Urgeschichte der Wirbelthiere lernen. Ich will nur durch die hier dargelegten Verhältnisse der Hypophysis und ihrer Beziehungen zur Nase davor warnen, die Bildungen der Ascidien nicht zu allerhand Nieren etc. zu stempeln oder aber der Hypophysis der Säugethiere gar eine Art von Gallen-Absonderung zum Gebrauch für das Gehirn zuzuschreiben, — Deutungen, die in der neuesten Litteratur sich finden. Welche Function die Hypophysis bei den einzelnen Wirbelthieren, — nenne man sie nun Chordata, Cephalochordata oder Urochordata — noch heut zu Tage vollzieht, das wird wohl noch lange Gegenstand der Discussion sein. Aus welcher Grundfunction aber diese Tochterfunctionen abzuleiten seien, darauf, denke ich, werfen die vorstehenden Erörterungen einiges Licht. Das Einziehen und Ausstoßen des Wassers mittels des Spritzsackes der Petromyzonten ist begreiflich als directer Functions-Überrest einer wirklichen Kieme, es ist unbegreiflich auf Grund irgend einer der bisher geäußerten Vermuthungen über die Natur, den Ursprung und die Function der Hypophysis. Vom »Conario-hypophysial tract« wird aber hienach wohl nicht viel übrig bleiben, und ich kann mit Prof. OWEN'S Worten schließen »*I deem any other objection superfluous.*«

Neapel, Ende November 1882.

---

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 18.

<i>N.</i> Nasengrube.	<i>Inf.</i> Infundibulum.
<i>Hy.</i> Hypophysis.	<i>Ep.</i> Epiphyse.
<i>Mdb.</i> Mundbucht.	<i>Ksp. Ent.</i> Entodermale Kiemenausstülpungen.
<i>Ob. L.</i> Oberlippe.	<i>Thy.</i> Glandula thyreoidea.
<i>Unt. L.</i> Unterlippe.	<i>Msd.</i> Mesoderm des Mundes.
<i>Ch.</i> Chorda dorsalis.	<i>O.</i> Ohrblase.
<i>Ent.</i> Entoderm.	<i>M. T.</i> Mundtentakel.
<i>Tub. cin.</i> Tuber cinereum.	

Alle Figuren stellen Sagittalschnitte durch die Medianlinie des Kopfes dar. Einige sind etwas schräg gefallen.

- Fig. 1. 3 Tage nach dem Ausschlüpfen. Mitten durch die Einstülpung der Hypophysis, aber schräg durch Nase und Mundverdickung, so dass die Mesodermpartien des Mundes erscheinen.
- Fig. 2. Dasselbe Stadium durch die Mitte der Ectodermverdickung der Mundbucht.
- Fig. 3. 10 Stunden später als das vorhergehende Stadium.
- Fig. 4. 14 Stunden später - - - -
- Fig. 5. 48 Stunden später - - - -
- Fig. 6. 24 Stunden später - - - -
- Fig. 7. 4 Tage später - - - -
- Fig. 8. 6 Tage später - - - -, also im Ganzen 17 Tage alt.